BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
2e Série — Tome 42 — N° 2, 1970, pp. 382-391.

L'ÉVOLUTION DU DIMORPHISME SEXUEL DANS UNE LIGNÉE DE PSEUDOSCORPIONS

Par Valeria VITALI-di CASTRI et Francesco di CASTRI

Le dimorphisme sexuel est en général faible chez les Pseudoscorpions, particulièrement en ce qui concerne les sous-ordres des Chthoniinea et des Neobisiinea. On rencontre plus fréquemment des cas de dimorphisme accentué chez les Cheliferinea. Nous citons en exemple le remarquable *Metagoniochernes milloti* Vachon, 1951, dont le fémur et le tibia des pattes-mâchoires sont deux fois plus longs chez le mâle que chez la femelle ; par contre, les doigts sont de même longueur dans les deux sexes et la disposition des trichobothries ne varie pas. Chamberlin (1931) mentionne comme caractères sexuels secondaires probables des protubérances sur les pattes-mâchoires des mâles de trois espèces de Chernetidae, mais on ne connaît pas les femelles correspondantes.

Nous avons découvert un cas très répandu de dimorphisme qui atteint toutes les espèces (une vingtaine) des lignées sud-américaines de Gymnobisiinae (Vachoniidae, Neobisiinea). Ce dimorphisme est si particulier que les mâles et les femelles ont toujours été placés, jusqu'à maintenant, dans des genres différents (Vitali-di Castri, 1963 ; Beier, 1964*a* et 1964*b*). Par exemple, on a inclus sous la dénomination de *Gymnobisium chilense* Beier, 1964, des femelles appartenant au genre *Vachonobisium* et à plusieurs espèces de *Mirobisium*.

Le gros problème taxonomique vient du fait que ce dimorphisme touche surtout les pinces des pattes-mâchoires des mâles, de sorte que même les distances d'une trichobothrie à l'autre arrivent à être différentes dans les deux sexes. À notre connaissance, ce phénomène de changement selon le sexe dans la position des trichobothries n'avait jamais été signalé chez les Pseudoscorpions. La conséquence de cela est que, pour certains Gymnobisiinae, on ne peut attribuer mâles et femelles à une même espèce avec certitude que lorsqu'ils ont été trouvés plusieurs fois ensemble dans le même biotope, ou que leur reproduction, en élevage, a été constatée.

Toutes les femelles et toutes les nymphes sud-américaines et sud-africaines de Gymnobisiinae, ainsi que les mâles sud-africains, montrent un type morphologique très semblable, que nous appellerons ici « type *Gymnobisium* » (fig. 1, 4, 7, 9 et 11). Elles peuvent être différenciées uniquement par la position des trichobothries (position d'ailleurs relativement très constante), par le nombre de dents des doigts des pinces et par des variations dans les dimensions, allant de formes petites (fémur des pattes-mâchoires des adultes 0,48 mm) à d'autres proportionnellement grandes (fémur 1,22 mm) ; mais il s'agit seulement de différences à un niveau spécifique. Tout récemment, nous avons observé quelques structures des organes génitaux des femelles de Gymnobisiinae, qui permettraient d'envisager des séparations génériques.

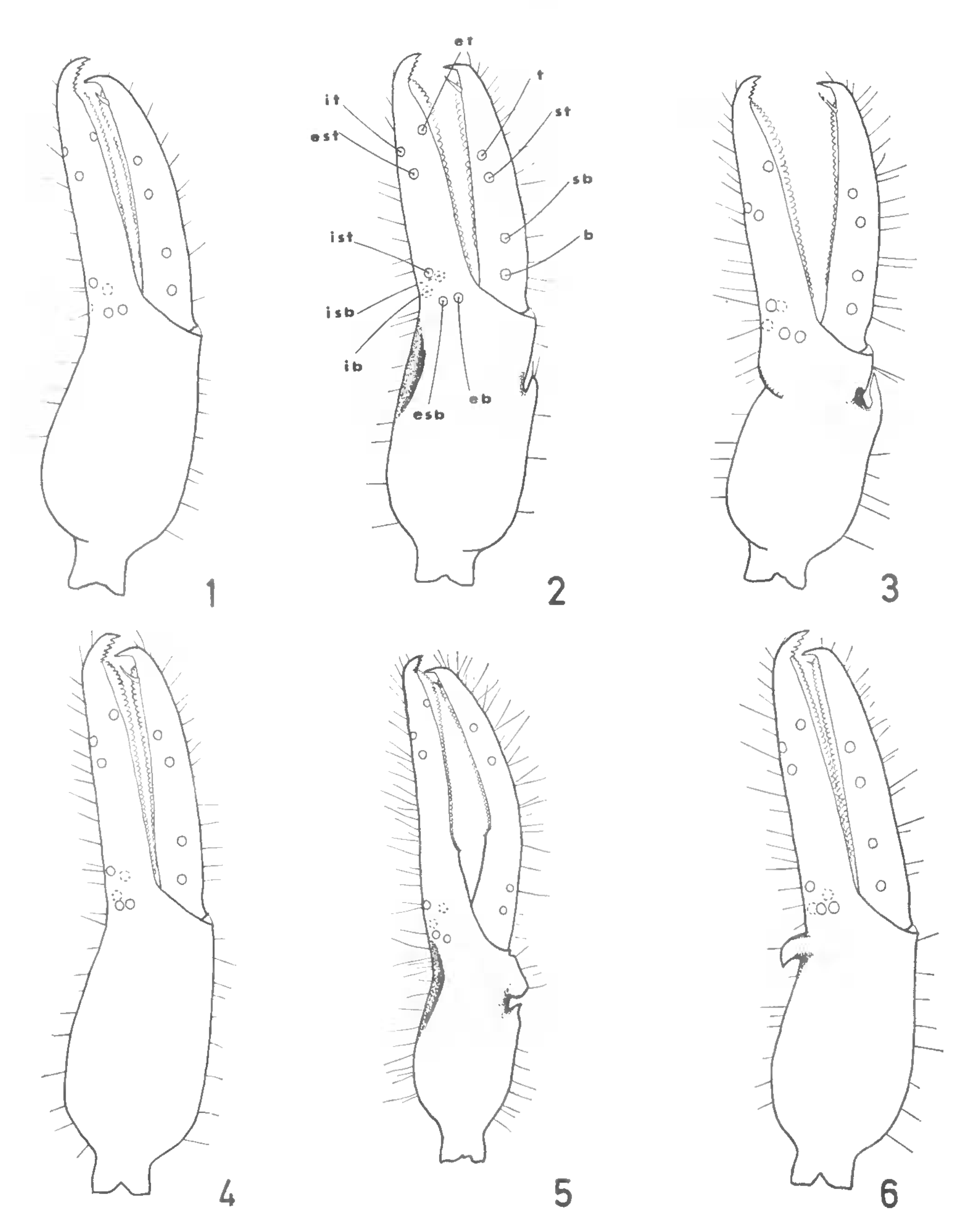


Fig. 1. — *Gymnobisium quadrispinosum* (Tullgren, 1907) : pince du ♂ (longueur 1,30 mm).
Fig. 2. — *Mirobisium chilense* Beier, 1964 : pince du ♂ (longueur 0,98 mm).
Fig. 3. — *Mirobisium* sp. : pince du ♂ (longueur 0,74 mm).
Fig. 4. — *Vachonobisium* sp. : pince de la ♀ (longueur 1,15 mm).
Fig. 5. — *Vachonobisium* sp. : pince du ♂ (longueur 1,64 mm).
Fig. 6. — *Beierobisium oppositum* Castri, 1970 : pince du ♂ (longueur 0,94 mm).

Cependant, les variations du sens et de l'intensité du dimorphisme sexuel chez les mâles sud-américains sont si nettes qu'elles justifient l'existence d'au moins quatre genres dans cette sous-famille.

Il est évident que ces découvertes et ces remarques obligent à remanier profondément la taxonomie des Gymnobisiinae, puisque l'on attribuait les femelles sud-américaines au genre *Gymnobisium* et les mâles correspondants aux genres *Mirobisium* et *Vachonobisium*. Après la révision systématique entreprise par l'un des auteurs (Vitali-di Castri) sur des centaines d'exemplaires, on peut caractériser les quatre genres de la sous-famille, en ce qui concerne le dimorphisme sexuel et la distribution géographique.

1) Le genre *Gymnobisium* Beier, 1931 (fig. 1 et 7), avec deux espèces d'Afrique du Sud (Beier, 1947), ne montre pas de dimorphisme sexuel, hormis de faibles différences communes à la plupart des Pseudoscorpions (galéa plus courte chez les mâles et dimensions en général plus petites que chez les femelles).

2) Le genre *Mirobisium* Beier, 1931 (fig. 2, 3 et 8), avec 15 espèces, dont 10 nouvelles et deux incluses précédemment dans le genre *Gymnobisium*, présente une large répartition géographique dans les régions magellaniques et valdiviennes du Chili, en Patagonie argentine et dans les Andes chiliennes et boliviennes ; c'est un modèle très fréquent de distribution que l'on peut définir comme andino-valdivien. Le dimorphisme des mâles se manifeste par une proéminence pointue plus ou moins développée sur la face ventrale de la main des pattes-mâchoires (fig. 2 et 3), par une dépression en position variable sur la main et, parfois (chez une seule espèce), par deux protubérances sur le basifémur des pattes 4 (fig. 8) et trois dents chitineuses sur la partie apicale du télotarse de ces pattes.

3) Le genre *Vachonobisium* Castri, 1963 (fig. 4, 5, 9, 10, 11 et 12), avec cinq espèces, dont deux nouvelles et deux décrites comme appartenant au genre *Gymnobisium*, a une répartition fragmentaire, restreinte à la Cordillère de la Côte de la zone centrale du Chili, à climat méditerranéen ; cette région est très ancienne du point de vue géologique, étant considérée comme un reste de l'Archiplata. C'est dans ce genre que le dimorphisme sexuel est le plus accentué, dimorphisme affectant non seulement les pinces des pattes-mâchoires, mais aussi les pattes 4. On observe chez les mâles une forte proéminence et une cavité à la face ventrale de la pince ; la main est courte ; les dents n'existent que sur les 2/3 distaux de la longueur des doigts ; ces doigts sont allongés, recourbés et laissent entre eux un espace vide (fig. 5). Le fémur des pattes 4 est trapu (fig. 10 et 12), le basitarse court et le télotarse long ; aussi le rapport télotarse/basitarse, égal à 2 chez la femelle, est-il voisin de 4 chez le mâle (fig. 9 et 10) ; chez *Vachonobisium troglophilum* Castri, 1963, les tarses sont fusionnés chez le mâle ; seul persiste un indice de suture (fig. 12), marquant une sorte de progression évolutive par rapport aux autres espèces du genre (fig. 10).

4) Le genre *Beierobisium* Castri, 1970, (fig. 6) ne possède qu'une seule espèce *B. oppositum*, des îles Falklands. Le dimorphisme sexuel du mâle se discerne presque exclusivement par une proéminence dorsale de la pince des pattes-mâchoires ; chez les *Mirobisium* elle est ventrale.

Il faut signaler ici que M. Beier (1964*a* et 1964*b*) parle de mâles sud-américains appartenant au type *Gymnobisium* que nous venons de définir et de

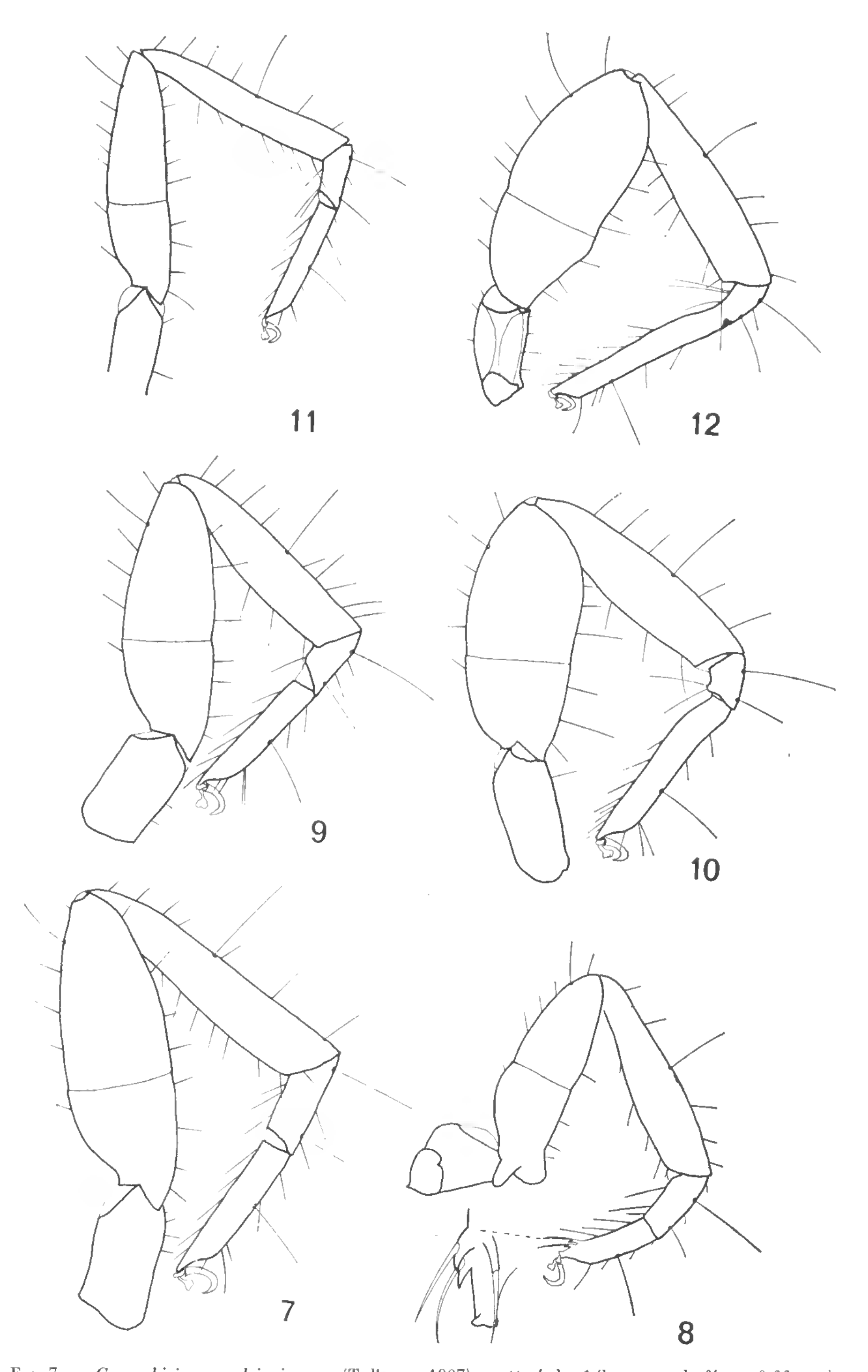


Fig. 7. — *Gymnobisium quadrispinosum* (Tullgren, 1907) : patte 4 du ♂ (longueur du fémur 0,66 mm).
Fig. 8. — *Mirobisium* sp. : patte 4 du ♂ (longueur du fémur 0,44 mm).
Fig. 9. — *Vachonobisium* sp. : patte 4 de la ♀ (longueur du fémur 0,60 mm).
Fig. 10. — *Vachonobisium* sp. : patte 4 du ♂ (longueur du fémur 0,64 mm).
Fig. 11. — *Vachonobisium troglophilum* Castri, 1963 : patte 4 de la ♀ (longueur du fémur 0,98 mm).
Fig. 12. — *Vachonobisium troglophilum* Castri, 1963 : patte 4 du ♂ (longueur du fémur 0,˙6 mm).

femelles appartenant au type *Mirobisium*. Nous avons pu réviser la plupart des types et de nombreux paratypes réunissant ces conditions, grâce à l'amabilité du Prof. Beier et de MM. Mahunka et Cekalovic ; dans tous les cas nous avons constaté des erreurs sur l'identification du sexe, dues probablement au fait que la dissection est parfois nécessaire pour mettre en évidence les caractères différentiels de la région génitale. Il nous semble très peu probable qu'il y ait deux formes de mâles, avec et sans dimorphisme sexuel, mais nous ne pouvons pas exclure formellement cette éventualité.

En plus des espèces énumérées précédemment, cinq espèces chiliennes ne sont connues que par leurs femelles : on ne peut pas leur donner d'attribution générique dans l'état actuel de nos connaissances ; mais de très vastes territoires certainement habités par les Gymnobisiinae restent encore à explorer. Ainsi, l'importance quantitative de la sous-famille, qui pendant longtemps ne comprit que deux espèces sud-africaines et une seule espèce chilienne (Beier, 1956), augmente-t-elle considérablement. Par la multiplicité des espèces et leur habitat, les Gymnobisiinae semblent destinés à occuper dans la faune des Pseudoscorpions d'Amérique australe une place semblable à celle des Neobisiidae dans les régions paléarctiques et néarctiques.

Le dimorphisme sexuel que nous venons de signaler, outre son importance dans le domaine de la systématique, soulève d'intéressants problèmes de génétique, de développement post-embryonnaire et de phylogenèse.

Nos connaissances sur la génétique des Pseudoscorpions sont encore très réduites, de sorte qu'il nous est actuellement impossible de mettre en évidence des mécanismes d'action génique. En tout état de cause, nous avons observé des couples de caractères qui semblent se transmettre solidairement. Par exemple, chez les mâles de *Vachonobisium* on remarque une association entre le rythme de croissance allométrique de la pince des pattes-mâchoires et celui des tarses des pattes 4 ; ainsi, lors du passage de la tritonymphe au mâle, les doigts des pinces et le télotarse s'allongent beaucoup plus que la main et le basitarse, dont la croissance est presque totalement stoppée (fig. 5 et 10). Chez le mâle d'une espèce de *Mirobisium*, pour laquelle il faudra probablement créer un nouveau sous-genre, il y a en même temps étranglement transversal de la main des pattes-mâchoires et apparition de deux protubérances sur le basifémur des pattes 4 (fig. 3 et 8). Chez les *Vachonobisium* se révèle une autre relation entre l'intensité du dimorphisme sexuel dans les pinces des pattes-mâchoires et l'augmentation du rapport longueur/largeur de la plupart des articles. L'éventuel accroissement du degré de dimorphisme en fonction de la complication des organes génitaux des mâles n'a pu être confirmé chez les espèces de *Mirobisium* et de *Vachonobisium* ; toutefois, les mâles sud-africains de *Gymnobisium* (sans dimorphisme net) semblent avoir des organes génitaux plus simples que les mâles des lignées sud-américaines (à dimorphisme accusé).

D'autre part, on ne peut pas toujours expliquer la croissance différentielle de certains organes comme une allométrie au sens classique, en fonction simplement d'une augmentation de la taille des espèces ; le niveau atteint dans le dimorphisme sexuel semble assez indépendant de la taille des animaux adultes ; en effet, si l'espèce la plus dimorphe (*Vachonobisium troglophilum*, fig. 11 et 12) est aussi la plus grande, on constate néanmoins des modifications très remarquables, même chez le mâle de l'espèce la plus petite de *Mirobisium* (fig. 3 et 8).

En ce qui concerne le développement postembryonnaire, la phase critique est la dernière mue au cours de laquelle la tritonymphe se transforme en mâle. De profonds remaniements structuraux se manifestent non seulement par les rythmes de croissance allométrique de certains articles, mais aussi par l'apparition de protubérances, de crochets, d'étranglements, par le creusement de dépressions, de cavités, par la fusion de segments (tarses) et le changement dans la position des trichobothries ; par exemple, chez *Vachonobisium troglophilum*, les modifications trichobothriotaxiques proviennent de ce que chez le mâle et chez la femelle, la trichobothrie *sb* n'apparaît pas au même endroit et que *st* et *t* sont beaucoup plus éloignées chez le mâle que chez la femelle (peut-être par suite d'une différence dans la croissance de la région distale du doigt). Il serait intéressant de mieux connaître les mécanismes hormonaux et morphogénétiques qui déterminent ces processus.

Finalement, le dimorphisme étudié donne des informations particulièrement nettes sur la phylogenèse de la sous-famille. Il nous semble évident que ce dimorphisme n'est pas un caractère primitif, mais plutôt une spécialisation secondaire, en raison de la nature des modifications associées et du fait qu'il augmente avec la fragmentation et l'isolement des populations. On peut admettre que le tronc des Gymnobisiinae a été constitué par des espèces semblables aux espèces qui vivent actuellement en Afrique du Sud, espèces peu spécialisées et presque sans dimorphisme.

De ce tronc, deux lignées phylétiques se seraient détachées : celle des *Mirobisium-Vachonobisium* (Amérique du Sud) et celle des *Beierobisium* (îles Falklands). L'individualité de cette dernière lignée, qui se caractérise en particulier par une plus grande longueur du conduit venimeux des doigts des pinces, s'appuie en outre sur des données géologiques ; en effet, les Falklands montreraient plus d'affinités géologiques avec l'Afrique du Sud qu'avec l'Amérique australe ; ces îles, jouxtant la province orientale d'Afrique du Sud jusqu'à la fragmentation du Gondwanaland, auraient occupé leur position géographique actuelle depuis la dérive des continents (Adie, 1952).

Le schéma ci-dessous (fig. 13) synthétise les liens phylétiques :

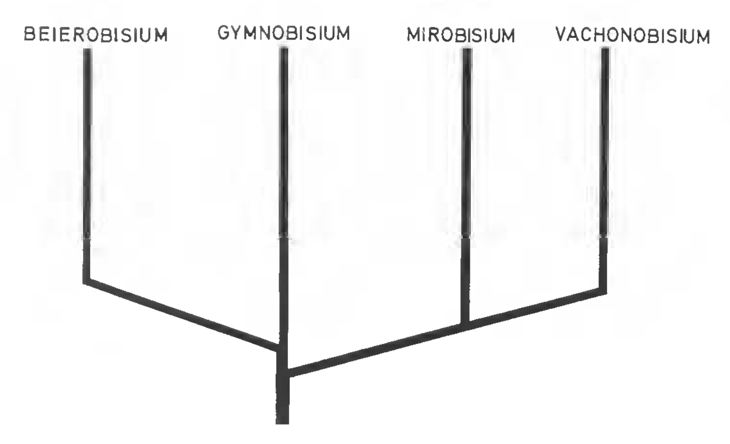


Fig. 13.

Il est remarquable que les deux lignées aient évolué parallèlement vers un dimorphisme sexuel, atteignant surtout la pince des pattes-mâchoires, soit ventralement, soit dorsalement.

Dans la lignée proprement sud-américaine des *Mirobisium-Vachonobisium*, le dimorphisme sexuel augmente assez régulièrement du sud au nord jusqu'à atteindre son maximum chez les *Vachonobisium*, dont les mâles montrent une forte « exagération » des caractères sexuels secondaires déjà présents chez les mâles de *Mirobisium*, en plus de particularités propres au genre.

L'expansion de cette lignée vers le nord s'est produite apparemment par vagues migratoires en concomitance avec celle des forêts hygrophiles valdiviennes. Lors du recul vers le sud des formations valdiviennes, par suite des changements climatiques (dans le sens d'une aridité croissante), des îlots austraux sont restés dans la zone centrale du Chili, partout où des conditions locales (microclimatiques ou édaphiques) permettaient leur persistance. Parallèlement, le contingent de Gymnobisiinae de cette zone se serait fragmenté en petites populations, largement isolées les unes des autres, habitant les vallons encaissés et les plus hauts sommets de la Cordillère de la côte ; ces populations seraient à l'origine des *Vachonobisium* actuels, répandus dans un territoire à climat méditerranéen et à forte aridité en été.

Il faut remarquer que *Mirobisium cavimanum* Beier, 1931, de Bolivie est encore plus éloigné que les *Vachonobisium* de l'aire de diffusion continue des autres *Mirobisium*, sans montrer pour autant des caractères différentiels génériques. On peut supposer dans ce cas une séparation plus récente, en raison d'une certaine continuité écologique, qui existe encore actuellement, des Andes jusqu'à la Terre de Feu ; en outre, les climats des Andes boliviennes et de la Patagonie méridionale ont bien des traits communs.

De toute manière, le fait que des espèces australes de *Mirobisium*, surtout celles associées aux anciennes tourbières magellaniques, soient en même temps des formes moins différenciées, à dimorphisme sexuel moindre, donc proches des espèces sud-africaines de *Gymnobisium*, confirme que les Gymnobisiinae sont d'origine paléantarctique.

Il est beaucoup plus difficile de préciser la place phylogénétique de l'autre sous-famille, celle des Vachoniinae, représentée par trois espèces troglobies du Mexique (Chamberlin, 1947 ; Beier, 1956). Les fortes différences morphologiques entre ces deux sous-familles de Vachoniidae pourraient même inciter à les considérer comme deux familles distinctes. On pourrait envisager les espèces du Mexique comme étant des formes reliques d'une autre lignée paléantarctique, remontée aussi, vers le nord, le long des Andes.

En *conclusion*, deux faits sont particulièrement à souligner :

a) le caractère différentiel de l'évolution chez les mâles et chez les femelles ; ainsi, les femelles (et les nymphes) d'espèces très éloignées géographiquement manifestent une constance et une stabilité évolutives, tandis que les mâles de populations plus ou moins rapprochées ont toujours des caractères distincts ;

b) la progression assez régulière du dimorphisme sexuel va, phylogénétiquement, dans le sens d'une modification de plus en plus marquée de la pince des pattes-mâchoires et des pattes 4.

Les explications de ces phénomènes restent pour le moment du domaine des hypothèses. Le fait que la différenciation provienne essentiellement de l'évolution accélérée des mâles, en dépit d'un certain « arrêt » dans l'évolution

des femelles, peut suggérer une forte compétition entre ceux-ci (sélection intra-sexuelle). Cette compétition pourrait se manifester chez les mâles, au moins pendant la période de la reproduction, par des luttes pour la défense du territoire et par un pouvoir accru d'attraction vis-à-vis de l'autre sexe. Il faut considérer aussi que les mâles sont toujours très rares dans les récoltes, ce que pourrait indiquer un genre de vie moins grégaire ou même une durée de vie plus courte que celle des femelles.

Quant à la progression évolutive du dimorphisme, qui configure une sorte d'orthogenèse, deux possibilités sont à évoquer : une tendance intrinsèque des gènes à muter dans une direction donnée ou bien une pression sélective exercée depuis longtemps dans le même sens (orthosélection). Nous penchons pour cette dernière hypothèse, qui présuppose une valeur adaptative croissante de ces modifications sexuelles. Or, le caractère adaptatif de ce dimorphisme sexuel ne fait guère de doute pour nous. En général, le dimorphisme facilite la reconnaissance de l'espèce, la rencontre des sexes et agit probablement comme stimulant sexuel ; par conséquent, il diminue le danger d'hybridation, augmente l'isolement reproductif et donc le rythme de spéciation. Les conditions progressivement croissantes d'aridité et, moins régulièrement, de température, auxquelles cette lignée de Pseudoscorpions a été soumise dans la partie septentrionale de son aire de répartition, et qui déterminent un gradient latitudinal allant du sud au nord, pourraient peut-être faire ressortir encore plus l'avantage de mâles très modifiés ; en effet, dans des populations dispersées en un milieu rigoureux, l'importance d'une plus grande attraction intersexuelle augmente. Spécifiquement, on pourrait envisager un rôle direct de quelques-unes des modifications des pinces (surtout des crochets et des cavités) au cours de la danse nuptiale et de l'accouplement ; malheureusement on ne sait pas encore si ce genre de comportement sexuel, absent en général chez les Neobisiinea (Weygoldt, 1966), existe chez les Gymnobisiinae.

D'autre part, on peut difficilement admettre, par exemple, que la fusion des tarses des pattes 4 chez le mâle de *Vachonobisium troglophilum* soit un avantage au point de vue sélectif ; bien au contraire elle peut représenter un caractère gênant ; mais nous avons déjà vu que les modifications des pattes 4 (vraisemblablement non adaptatives) sont probablement liées génétiquement aux changements apparaissant dans les pinces des pattes-mâchoires.

Finalement, l'hypothèse selon laquelle certains caractères sexuels des mâles seraient « non adaptatifs » nous semble très peu probable, mais nous ne pouvons pas l'exclure totalement, en raison des conditions biogéographiquement « insulaires » de la plupart des espèces (surtout des *Vachonobisium* et du *Beierobisium*) et des dimensions réduites des populations. On connaît l'*effet des petites populations* quant à la possibilité de fixer au hasard des caractères même non adaptatifs et aussi leur plus grande vitesse d'évolution. Si le nombre des mâles est réellement peu élevé, comme nous l'avons observé dans la nature, les *dimensions effectives* des populations se réduiraient davantage. En définitive, on pourrait admettre du point de vue évolutif que le dimorphisme sexuel des mâles de cette lignée est apparu d'abord dans une petite population à la suite d'une « dérive » génétique (*genetic drift*) et qu'il s'est répandu et accentué grâce à une pression sélective s'exerçant continuellement dans le même sens.

Il est bien évident que nous avons encore tout un champ à explorer et que la solution de ces problèmes ne pourra être envisagée qu'à partir d'élevages

en laboratoire ; il est surtout important de mieux connaître la biologie sexuelle de ce groupe et de savoir si le dimorphisme des mâles est en relation ou non avec l'émergence d'un modèle particulier de comportement sexuel. Peut-être, dans ce domaine, les Gymnobisiinae sont-ils plus proches des Cheliferidae et des Chernetidae que des autres Neobisiinea. Nous ne le savons pas encore, mais il faut rappeler que la trichobothriogenèse des Gymnobisiinae coïncide avec celle des Cheliferidae et des Chernetidae, alors qu'elle présente des différences avec celle des Neobisiidae (Vitali-di Castri, 1965). Toutefois ces ressemblances entre Gymnobisiinae et Chernetidae (conduit venimeux développé seulement dans le doigt mobile, même trichobothriogenèse, dimorphisme sexuel parfois accentué et, éventuellement, même comportement reproductif) sont, pour nous, plutôt dues à une convergence évolutive qu'à de réelles affinités phylogénétiques.

Résumé

Les auteurs signalent la présence chez toutes les espèces sud-américaines de Gymnobisiinae (Vachoniidae, Neobisiinea) d'un dimorphisme sexuel très accentué et qui n'existe pas chez les espèces sud-africaines. Jusqu'à présent, les femelles et les mâles sud-américains de cette sous-famille étaient placés dans des genres différents. Ce dimorphisme se manifeste par l'apparition, chez tous les mâles, d'une nette proéminence et d'une dépression sur les pinces des pattes-mâchoires ; chez les mâles de certaines espèces, on observe également une forte cavité ou un étranglement sur les pinces, un allongement et une torsion des doigts, l'absence de dents dans la partie basale des doigts, des changements dans la disposition des trichobothries et des modifications des pattes 4 (protubérances sur le basifémur, épaississement du fémur, allongement du télotarse, fusion des tarses, présence de dents sur la partie apicale du télotarse, etc.). Ces caractères nettement différents conduisent à une « pulvérisation » en espèces distinctes, alors que les femelles montrent au contraire une grande uniformité morphologique. Ce dimorphisme s'exagère de plus en plus chez les espèces chiliennes septentrionales, avec une progression assez régulière déterminant une sorte de cline. L'augmentation des divergences vers le nord et le fait que des affinités certaines existent entre les espèces australes d'Amérique du Sud et les espèces sud-africaines, confirment que les Gymnobisiinae ont une origine paléantarctique. Des hypothèses évolutives pouvant expliquer l'origine et la progression de ce dimorphisme sont envisagées.

Instituto de Ecologia,
Universidad austral de Chile, Valdivia, Chile

BIBLIOGRAPHIE

Adie, R. J., 1952. — The position of the Falkland Islands in a reconstruction of Gondwanaland. *Geol. Mag.*, **89**, 6, pp. 401-410.

Beier, M., 1931. — Neue Pseudoscorpione der U.O. Neobisiinea. *Mitt. zool. Mus. Berl.*, **17**, 2, pp. 299-318.

— 1947. — Zur Kenntnis der Pseudoscorpionidenfauna des südlichen Afrika, insbesondere der südwest- und südafrikanischen Trockengebiete. *Eos, Madrid*, **23**, 4, pp. 285-339.

— 1956. — Neue troglobionte Pseudoscorpione aus Mexico. *Ciencia (Mex.)*, **16**, 4-6, pp. 81-85.

— 1964 *a*. — Die Pseudoscorpioniden-Fauna Chiles. *Ann. naturh. Mus. Wien*, **67**, pp. 307-375.

— 1964 *b*. — The zoological results of Gy. Topál's collectings in South Argentina. 15. Pseudoscorpionidea. *Ann. Hist.-Natur. Mus. Nat. Hungar.*, **56**, pp. 487-500.

Chamberlin, J. C., 1931. — The Arachnid Order Chelonethida. Stanford Univ. Press, Stanford, 283 p.

— 1947. — The Vachoniidae. A new Family of False Scorpions. Two new species from caves in Yucatan. *Bull. Univ. Utah*, **38**, 7, pp. 1-15.

Tullgren, A., 1907. — Chelonethiden aus Natal und Zululand. *Zool. Stud. tillag. Tullberg, Upsala*, pp. 216-236.

Vachon, M., 1951. — Les Pseudoscorpions de Madagascar. I. Remarques sur la famille des Chernetidae J. C. Chamberlin, 1931, à propos de la description d'une nouvelle espèce : *Metagoniochernes milloti*. *Mém. Inst. sci. Madagascar*, **5**, 1, pp. 159-172.

Vitali-di Castri, Valeria, 1963. — La familia Vachoniidae (= Gymnobisiidae) en Chile (Arachnidea, Pseudoscorpionida). *Inv. Zool. Chilenas*, **10**, pp. 27-82.

— 1965. — Consideraciones sobre la tricobotriotaxia de los Pseudoscorpiones *III*e *Congr. Latinoam. Zool. Santiago*.

— 1970. — Un nuevo género de Gymnobisiinae (Pseudoscorpionida) de las islas Malvinas. Revisión taxonómica de la subfamilia. *Physis*, **30**, 80.

Weygoldt, P., 1966. — Vergleichende Untersuchungen zur Fortpflanzungsbiologie der Pseudoscorpione. *Z. Morph. Ökol. Tiere*, **56**, pp. 39-92.